

УДК 576.895.122 : 591.434

© 1994

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ
ALLASSOGONOPORUS AMPHORAIFORMIS (TREMATODA:
ALLASSOGONOPORIDAE)

И. М. Подвязная

Изучено тонкое строение всех отделов пищеварительной системы сосальщика *A. amphoraiformis*. Обнаружены одноклеточные железы, открывающиеся в предглотку. В эпителиальной пластинке предглотки и пищевода выявлены специфичные секреторные включения, формирующиеся в погруженных секреторно активных клетках. Описан сложный рельеф апикальной поверхности тегумента передней кишки. Показано, что гастродермис аллассогонопорусов характеризуется высоким уровнем секреторной активности и интенсивными дегенеративными процессами. Последние затрагивают не только отдельные фрагменты цитоплазмы (аутофагия), но и целые кишечные клетки.

Предлагаемая вниманию работа является продолжением начатого ранее сравнительного исследования функциональной морфологии покровов и пищеварительной системы у трематод с разной степенью развития кишечника на фазе мариты. Целью этого исследования было установить, связана ли редукция кишечных ветвей у марит с переходом к питанию через поверхность тела, а также определить, как отражается процесс редукции на тонкой организации самого кишечника. В качестве модели были выбраны представители родственных семейств лецитодендриидного комплекса — длиннок кишечные сосальщики *Allassogonoporus amphoraiformis* (Allassogonoporidae) и короткокишечные трематоды рода *Prosthodendrium* (Lecithodendriidae), имеющие сходное местообитание — переднесреднюю часть кишечника летучих мышей. Полученные данные по тонкому строению покровов *Prosthodendrium* sp. и *A. amphoraiformis* и пищеварительной системы *P. ascidia* опубликованы нами ранее (Подвязная, 1986, 1990).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

A. amphoraiformis были собраны из передней части кишечника летучих мышей *Myotis dasycneme* и *M. brandtii* Eversmann в летний период 1986—1987 гг. в Воронежском государственном заповеднике. Трематод фиксировали 5%-м раствором глутаральдегида на 0.05 М какодилатном буфере (pH = 7.4) с постфиксацией в 1%-м растворе OsO₄ на том же буфере. Обезжизнивание проводили в спиртах и ацетоне, для заливки использовали аралдит. Тонкие срезы контрастировали водным раствором уранилацетата и цитратом свинца по Рейнольдсу и просматривали на микроскопах JEM 100 CX, Jeol 1500.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пищеварительная система *A. amphoraiformis* состоит из предглотки, глотки, пищевода и двух кишечных ветвей. Довольно длинный пищевод аллассогоно-

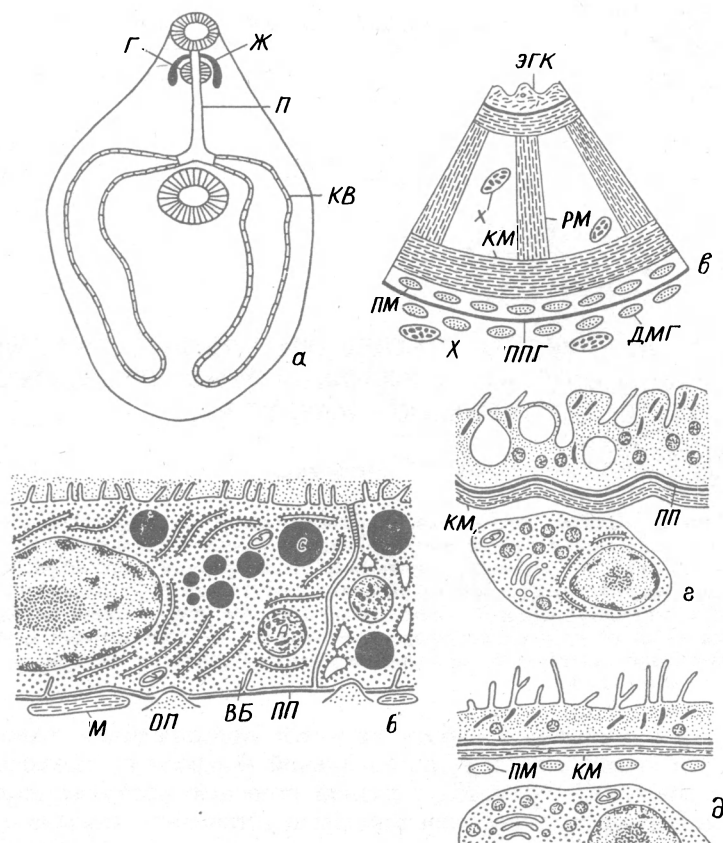


Рис. 1. Пищеварительная система *Allassogonoporus amphoraeformis*.

а — общий план строения; б — схема тонкого строения гастродермиса; в — схема строения глотки; г — схема тонкого строения стенки предглотки; д — схема тонкого строения стенки пищевода; А — аутофагосомы; ВБ — впячивания базальной мембраны клеток; Г — глотка; ДМГ — дополнительная мускулатура глотки; Ж — железы предглотки; КВ — кишечные ветви; КМ — кольцевые мышцы; М — мышцы; ОП — отростки паренхимных клеток; ОС — клеточные отростки, заполненные секретом; П — пищевод; ПМ — продольные мышцы; ПП — пограничная пластинка; ППГ — пограничная пластинка глотки; РМ — радиальные мышцы; С — секреторные гранулы; ЭГК — эпителий глоточного канала.

Fig. 1. The digestive tract of *Allassogonoporus amphoraeformis*.

порусов заканчивается перед брюшной присоской, а хорошо развитые кишечные ветви тянутся почти до самого конца тела (рис. 1, а).

Предглотка, глотка и пищевод, составляющие переднюю кишку, выстланы продолжением тегумента покровов, при этом каждый отдел имеет свои ультраструктурные особенности.

В предглотку, как и у некоторых исследованных трематод (Ждарска, Соболева, 1990, и др.), открываются укрепленные микротрубочками протоки железистых клеток (рис. 1, а; 2, а; см. вкл.). Секрет предглоточных желез представлен небольшими овальными гранулами с гомогенным содержимым средней электронной плотности (рис. 2, а). В области предглотки, прилегающей к ротовой присоске, апикальная поверхность эпителия образует частые крупные складки и отдельные тонкие выросты (рис. 2, а, б), а цитоплазматическая пластинка содержит в основном типичные для тегумента аллассогонопорусов (Подвязная, 1986) дисковидные электронноплотные включения. Ближе к глотке количество этих гранул уменьшается и одновременно в эпителии появляется новый тип секреторных включений. Последние имеют вид овальных везикул, содержащих электронно-светлый гетерогенный материал, похожий на

слизистый секрет (рис. 1, г; 2, б, в). Вблизи предглотки расположены секреторно активные клетки, цитоплазма которых заполнена точно такими же гранулами (рис. 1, г; 2, в). Судя по всему, в этих клетках происходит синтез секрета, а в эпителиальную пластинку он поступает по клеточным отросткам, подобно другим секреторным включениям тегумента. Поверхность апикальной мембраны эпителия в этой части предглотки имеет очень сложный рельеф. Кроме складок и многообразных выростов, она образует глубокие кармановидные впячивания внутрь цитоплазматического слоя. Последние, как и просвет предглотки, заполнены плотным тонкозернистым материалом (рис. 1, г; 2, б).

Тегумент глоточного канала у *A. amphoraeformis* представлен тонкой слабо складчатой эпителиальной пластинкой, содержащей малочисленные секреторные гранулы обоих упомянутых типов. Строение глотки в принципе такое же, как у описанного нами ранее вида *Prosthodendrium ascidia* (Подвязная, 1990). Можно лишь отметить, что слои мускульных волокон, подстилающие изнутри пограничную пластинку глотки, развиты здесь неодинаково, как у *P. ascidia*. Пучки кольцевых мышц значительно массивнее продольных (рис. 1, в). У аллассогонопорусов в толще глотки обнаружены клеточные отростки неясной пока природы, заполненные мелкими электронноплотными гранулами (рис. 1, в). У исследуемого вида, однако, эти отростки мельче и малочисленнее. Выведения секрета в полость глоточного канала здесь также не наблюдалось.

В пищеводе цитоплазматическая пластинка тегумента покрыта разнообразной формы выростами: от коротких округлых до длинных ветвящихся (рис. 1, д; 2, г, д). Выросты распределены по поверхности эпителия неравномерно: местами отсутствуют или очень редки, а иногда образуют густую сеть (рис. 2, д). Цитоплазма синцития содержит дисковидные гранулы и небольшие электронно-светлые пузырьки, напоминающие по виду секреторные включения предглотки (рис. 1, д; 2, г). Последние обнаруживаются и в близлежащих от пищевода клетках, которые, по-видимому, являются специализированными цитонами данной области тегумента (рис. 2, г). Упомянутые включения, однако, в цитоплазматической пластинке немногочисленны.

Апикальная мембрана эпителия на протяжении всей передней кишки покрыта хорошо различимым слоем гликокаликса (рис. 2, г). Базальная мембрана подстлана тонкой пограничной пластинкой, под которой расположены мышечные пучки (рис. 1, д; 2, г, д). Тегумент передней кишки выстилает всю зону бифуркации кишечника. С гастродермисом кишечных ветвей его соединяют септированные десмосомы.

Гастродермис *A. amphoraeformis* состоит из клеток неправильной формы, соединенных в апикальной области септированными десмосомами (рис. 1, б; 3, б; см. вкл.). К их базальной мембране плотно прилегает тонкая пограничная пластинка (рис. 1, д; 3, б). Мускульную обкладку кишки составляют тонкие редко расположенные мышечные пучки, иногда лежащие в углублениях базальной поверхности эпителиальных клеток. Ядра гастродермальных клеток имеют овальную или неправильную форму и всегда содержат крупное центральное ядрышко (рис. 1, б; 3, в). Конденсированный хроматин в виде небольших глыбок сосредоточен под ядерной оболочкой и в небольшом количестве вокруг нуклеолы. Шероховатый эндоплазматический ретикулум хорошо развит. Цистерны ЭПР могут иметь разную форму в соседних клетках — быть тонкими плоскими или сильно разбухшими, почти круглыми на срезах (рис. 1, б). Митохондрии мелки и малочисленны. Типичных диктиосом аппарата Гольджи у аллассогонопорусов обнаружить не удалось. По-видимому, здесь они представлены группами электронно-светлых пузырьков, часто встречаемых в цитоплазме.

Кишечные клетки *A. amphoraeformis* содержат два типа включений. Это, во-первых, довольно крупные и многочисленные гранулы секрета. Форма их обычно шаровидная, а материал имеет однородную структуру. Гранулы

различаются величиной и электронной плотностью, причем более мелкие выглядят, как правило, более электронно-светлыми (рис. 3, а). По-видимому, по мере созревания гранулы увеличиваются, иногда до очень крупных размеров (3, б), а содержимое их становится более плотным. Секрет распределен по всей цитоплазме клетки. Иногда гранулы располагаются непосредственно под апикальной мембраной клеток, однако, картин экзоцитоза мы не наблюдали.

Вторым характерным типом включений кишечных клеток являются аутофагические вакуоли, довольно часто встречающиеся у данного вида. Как правило, аутофагосомы содержат разбухшие цистерны шероховатого ЭПР и иногда секторные гранулы (рис. 3, в, г). Развитие их кончается образованием остаточных тел, имеющих слоистую структуру. Содержимое остаточных тел часто можно видеть в просвете кишки, куда оно выводится, по-видимому, путем экзоцитоза.

Апикальная мембрана кишечных клеток у *A. amphoraeformis* образует сравнительно слабо развитую сеть выростов. По конутрам на срезах эти образования более напоминают микроворсинки или очень узкие пластинчатые выросты (рис. 1, б; 3, б, в). Густота их может варьировать в пределах одной клетки. Базальная мембрана гастродермальных клеток в основном гладкая, лишь изредка бывают видны неглубокие узкие инвагинации ее внутрь цитоплазмы. Встречаются редкие щелевидные контакты базальной поверхности с отростками паренхимных клеток (рис. 3, б). Просвет кишки, как и передних отделов пищеварительной системы, всегда заполнен плотным тонкозернистым материалом.

Таков общий план строения кишечной клетки. В одном и том же гастродермисе могут, однако, встречаться клетки, несколько различающиеся своей ультраструктурой. Так, например, у молодых марит *A. amphoraeformis* в базальном слое эпителия наблюдались недифференцированные кишечные клетки. Их отличает слабое развитие шероховатого ЭПР, большое количество свободных рибосом и отсутствие секреторных гранул. Интересно отметить, что только у молодых марит в гастродермисе встречаются вакуолевидные межклеточные полости, подобные описанным у *P. ascidia*. У взрослых форм они не обнаружены.

Устойчивым признаком различия гастродермальных клеток у половозрелых червей является только количество в них секреторных гранул, которое никак не коррелирует с формой цистерн ЭПР и густотой поверхностных выростов. Наряду с этим встречаются единичные клетки, плотно заполненные секретом и явно носящие признаки дегенерации (рис. 3, г). Цистерны ЭПР в них шаровидно раздуты и выглядят внутри прозрачными. Секреторные гранулы теряют электронную плотность, материал их становится более рыхлым, а очертания расплывчатыми (рис. 3, г). Снаружи каждая гранула окружена электронно-прозрачным слоем. В просвете кишки и конечного участка пищевода бывают видны скопления электронно-светлых округлых тел. Иногда между ними обнаруживается небольшое количество плотного зернистого материала, похожего на остатки цитоплазмы (рис. 2, д; 3, а). Не исключено, что наблюдаемые образования представляют собой фрагменты вытесненных в просвет кишки дегенерирующих кишечных клеток.

ОБСУЖДЕНИЕ

При весьма типичной для трематод общей структурной организации передняя кишка *A. amphoraeformis* обнаруживает ряд особенностей, заслуживающих внимания. Наличие в цитоплазматической пластинке предглотки не описанных ранее у других сосальщиков специфических секреторных включений, формирующихся в погруженных секреторно активных клетках, а также чрез-

вычайно сложный рельеф ее апикальной поверхности, явно свидетельствуют о высокой функциональной активности данной области тегумента. В литературе скопилось немало сведений, подтверждающих участие выстилки пищевода в процессах переваривания пищи у некоторых сосальщиков (Ernst, 1975; Bogitsh, Carter, 1997; Hoole, Mitchell, 1983; Dunn e. a., 1987; Shannon, Bogitsh, 1969; Sharma, Nora, 1983, и др.). Полученные результаты позволяют предположить, что иногда в эти процессы может включаться и эпителий предглотки, что, по-видимому, имеет место у аллассогонопорусов. Высказанное предположение, безусловно, нуждается в подкреплении данными цитохимического исследования, которыми мы пока не располагаем. Напомним, что у изученного нами ранее вида *P. ascidia* в тегументе передней кишки, обладающем на всем ее протяжении весьма сходной организацией, не выявлено никаких структурных признаков активного участия в процессе пищеварения.

Основу функциональной деятельности гастродермиса трематод составляют процессы секреции и абсорбции питательных веществ из полости кишечника. Как правило, эти функции осуществляются одновременно в каждой клетке кишечного эпителия или части симпласта, но бывают выражены в разной степени или могут поочередно доминировать друг над другом, что во многом определяет своеобразие тонкого строения гастродермиса у разных представителей трематод. Характерной особенностью аллассогонопорусов является чрезвычайно высокая секреторная активность кишечных клеток. Многие из них буквально до отказа заполнены крупными электронноплотными секреторными включениями, образующимися при участии мощно развитого шероховатого эндоплазматического ретикулума. Традиционно принято считать, что секрет кишечного эпителия трематод содержит гидролитические ферменты, необходимые для полостного пищеварения (Smyth, Halton, 1983, и др.). Остается предположить, что при питании *A. amphoraeformis* последние расходуются в большом количестве.

Степень интенсивности аутофагических процессов в гастродермисе *A. amphoraeformis* довольно велика и сравнима с наблюдавшейся у других трематод в условиях голодания или в другом стрессовом состоянии (Bogitsh, 1973, 1975, и др.). Вероятно, это связано с очень высокой метаболической активностью его клеток, которые при быстром «изнашивании» постоянно нуждаются в физиологической регенерации, одним из механизмов которой является аутофагия. Когда возможности такого внутриклеточного «обновления» исчерпаны, наступает, по-видимому, дегенерация отдельных гастродермальных клеток, описанная нами у данного вида. Возможно, однако, и другое толкование значения этого явления, например как дополнительного механизма выведения секреторного материала в полость кишечника (дегенерирующие клетки всегда содержат большое количество секреторных гранул). Отметим, что дегенерация целых кишечных клеток была описана у трематод единственный раз в условиях голодания (Bogitsh, Ryckman, 1982).

По структурным проявлениям абсорбционную активность гастродермиса *A. amphoraeformis* можно оценить только как весьма умеренную. Сеть апикальных выростов кишечных клеток местами развита довольно слабо; инвагинации базальной мембраны и контакты с паренхимными клетками (считающиеся показателями интенсивности транспортных процессов) немногочисленны; митохондрий в цитоплазме клеток мало. По перечисленным признакам кишечный эпителий данного вида сходен с гастродермисом *P. ascidia*. Необходимо, однако, иметь в виду, что общая поверхность, через которую осуществляется транспорт питательных веществ, в объемистом и длинном кишечнике аллассогонопорусов, учитывая небольшие размеры червей, достаточно велика.

Подведем общий итог исследования пищеварительной системы *A. amphoraeformis* и *P. ascidia*. Признавая, что оценка и сравнение функциональной активности аналогичных структур, проведенные на основе

электронно-микроскопических данных, носят достаточно условный характер, вполне определенно можно отметить следующее. Передние отделы пищеварительной системы, точнее предглотка и пищевод, обнаруживают значительно более сложную морфологическую дифференциацию у форм с хорошо развитым кишечником, что должно отражать их большую функциональную нагрузку. В сравнении с длинноклещевыми *A. amphoraeformis* у короткокишечных *P. ascidia* не наблюдается никаких структурных признаков интенсификации функций кишечного эпителия, которая могла бы в какой-то мере компенсировать малые размеры их кишки. Напротив, складывается впечатление, что секреторные процессы протекают более активно в длинном кишечнике аллассогонопорусов.

Список литературы

- Ждарска З., Соболева Т. Н. Гистохимия и ультраструктура предглоточных железистых клеток марит *Brachylaimus aequans* и *B. fuscatus* // Экология и морфология гельминтов животных Казахстана. Алма-Ата, 1990. С. 92—95.
- Подвязная И. М. Тонкое строение тегмента представителей двух семейств трематод *Allassogonoporidae* и *Lecithodendriidae* (Plagiorchiida) // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 155. С. 94—103.
- Подвязная И. М. Тонкое строение пищеварительной системы *Prosthodendrium ascidia* (Trematoda, Lecithodendriidae) // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 221. С. 51—60.
- Bogitsh B. J. Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. X. Starvation effects on *Megalodiscus temperatus* // J. Parasitol. 1973. Vol. 59, N 1. P. 94—100.
- Bogitsh B. J. Cytochemistry of gastroduodenal autophagy following starvation in *Schistosoma mansoni* // J. Parasitol. 1975. Vol. 61. P. 237—248.
- Bogitsh B. J., Carter O. S. *Schistosoma mansoni*: Ultrastructural studies on the oesophageal secretory granules // J. Parasitol. 1977. Vol. 63. P. 681—686.
- Bogitsh B. J., Ryckman C. S. Ultrastructure of *Brachycoelium salamandrae* gastrodermis with observations on the effects of starvation // J. Parasitol. 1982. Vol. 68. N 5. P. 824—833.
- Dunn T. S., Hanna R. E., Nisami W. A. Ultrastructural and histochemical observations on the foregut and gut caeca of *Gigantocotyle explanatum*, *Gastrothylax crumenifer* and *Srivastavaia indica* (Trematoda: Paramphistomatidae) // Int. J. Parasitol. 1987. Vol. 17. P. 1141—1152.
- Ernst S. C. Biochemical and cytochemical studies of digestive/absorptive functions of esophagus, cecum and tegument in *Schistosoma mansoni*: acid phosphatase and tracer studies // J. Parasitol. 1975. Vol. 61. P. 633—647.
- Hoole D., Mitchell I. B. Development of the alimentary tract of *Gorgoderina vitelliloba* during migration in *Rana temporaria* // Int. J. Parasitol. 1983. Vol. 13. P. 455—462.
- Shannon G. W. A., Bogitsh B. J. Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. Y. Ultrastructure of *Schistosomatium douthitti* gut // Exp. Parasitol. 1969. Vol. 26. P. 344—353.
- Sharma P. N., Nora C. Role of oesophageal glands in the digestive physiology of two rumen amphistomes *Orthocotyle scolicoelium* and *Paramphistomum cervi* // J. Helminthol. 1983. Vol. 57. P. 11—20.
- Smyth J. D., Halton D. W. The physiology of trematodes. Cambridge: University Press, 1983. 446 p.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступило 5.04.1994

THE FINE STRUCTURE OF THE DIGESTIVE TRACT OF ALLASSOGONOPORUS AMPHORAEFORMIS (TREMATODA: ALLASSOGONOPORIDAE)

I. M. Podvyaznaya

Key words: *Allassogonoporus amphoraeformis*, ultrastructure, foregut, secretion, autophagy, gastrodermis.

SUMMARY

The ultrastructure of the digestive tract of the digenetic trematode *A. amphoraeformis* was investigated. The foregut consists of a mouth, prepharynx, small muscular pharynx and long oesophagus. The whole region is lined by an extension of body tegument. The lining of long caeca is represented by cellular gastrodermis. The junction between foregut epithelium and gastrodermis is marked by septate desmosome. Glands open into the lumen of prepharynx via microtubular-supported ducts. Tegument of prepharynx

and oesophagus contains specific secretory inclusions which are formed in subjacent tegumental cell bodies. The surface of apical plasma membrane of prepharynx epithelium is greatly increased by numerous extensions, infoldings and deep invaginations. Surface extensions of various configuration are also noted in oesophagus. Gastrodermal cells display highly developed rough endoplasmic reticulum, sparse mitochondria, numerous electron-dense secretory granules and autophagic vacuoles, which are also rather numerous. The desintegration of whole gastrodermal cells was observed. Sparse short narrow lamellae cover the apical surface of gasrtodermal cells. Small plate-like invaginations of basal plasma membrane and junctional complexes with parenchymal cells are the few.

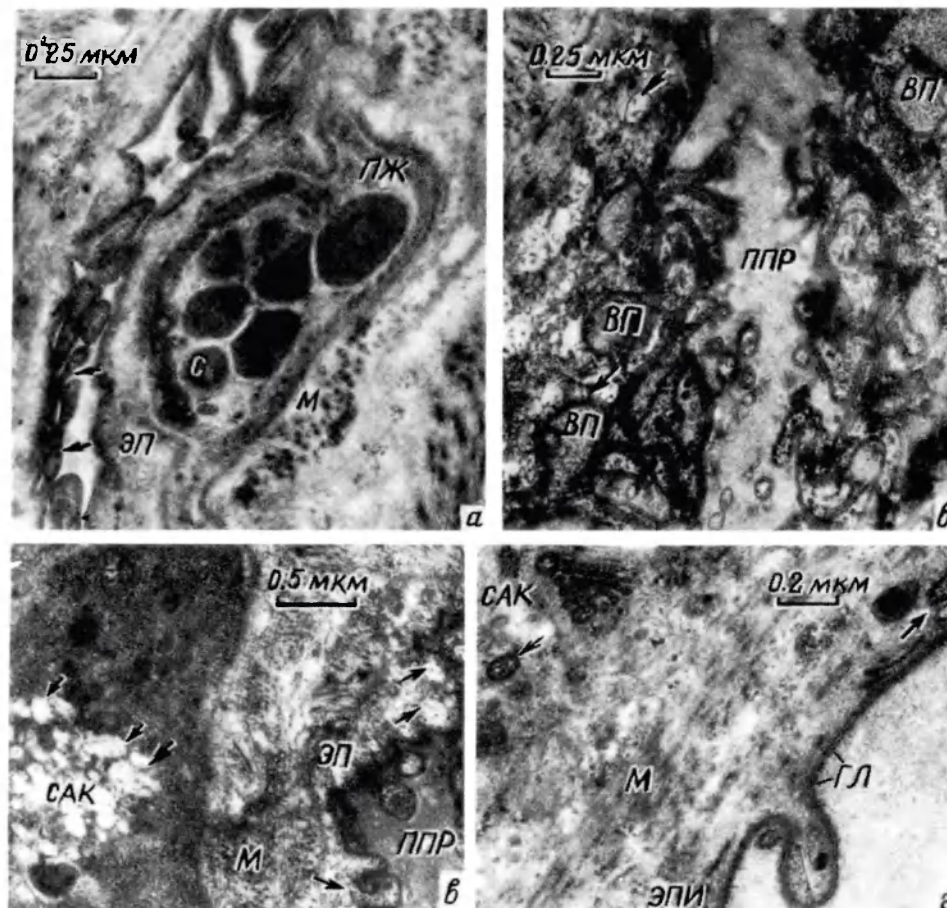


Рис. 2. Строение передней кишки *A. amphoraeformis*.

а — проток предглоточной железы; стрелки — выросты апикальной поверхности тегумента; б, в — участок эпителия предглотки, прилегающий к глотке; стрелки — специфические секреторные включения тегумента предглотки; г — участок стенки пищевода; стрелки — специфические секреторные включения эпителия пищевода; ВП — впячивания апикальной мембраны; ГЛ — гликокаликс; ПЖ — проток предглоточной железы; ППР — полость предглотки; ППИ — полость пищевода; САК — секреторно активные погруженные клетки; ЭП — эпителий предглотки; ЭПИ — эпителий пищевода. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. The ultrastructure of the foregut of *A. amphoraeformis*.

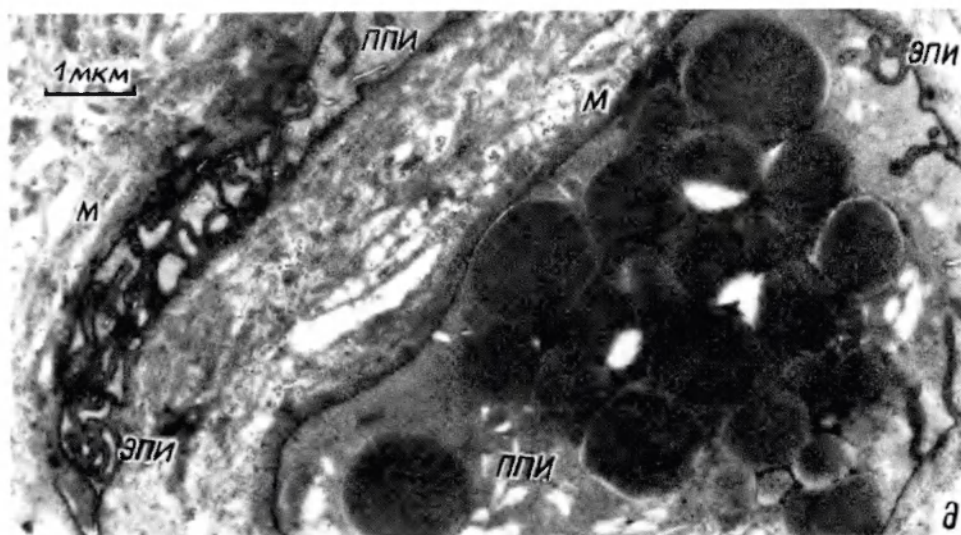


Рис. 2 (продолжение).
 д — пищевод вблизи зоны бифуркации.

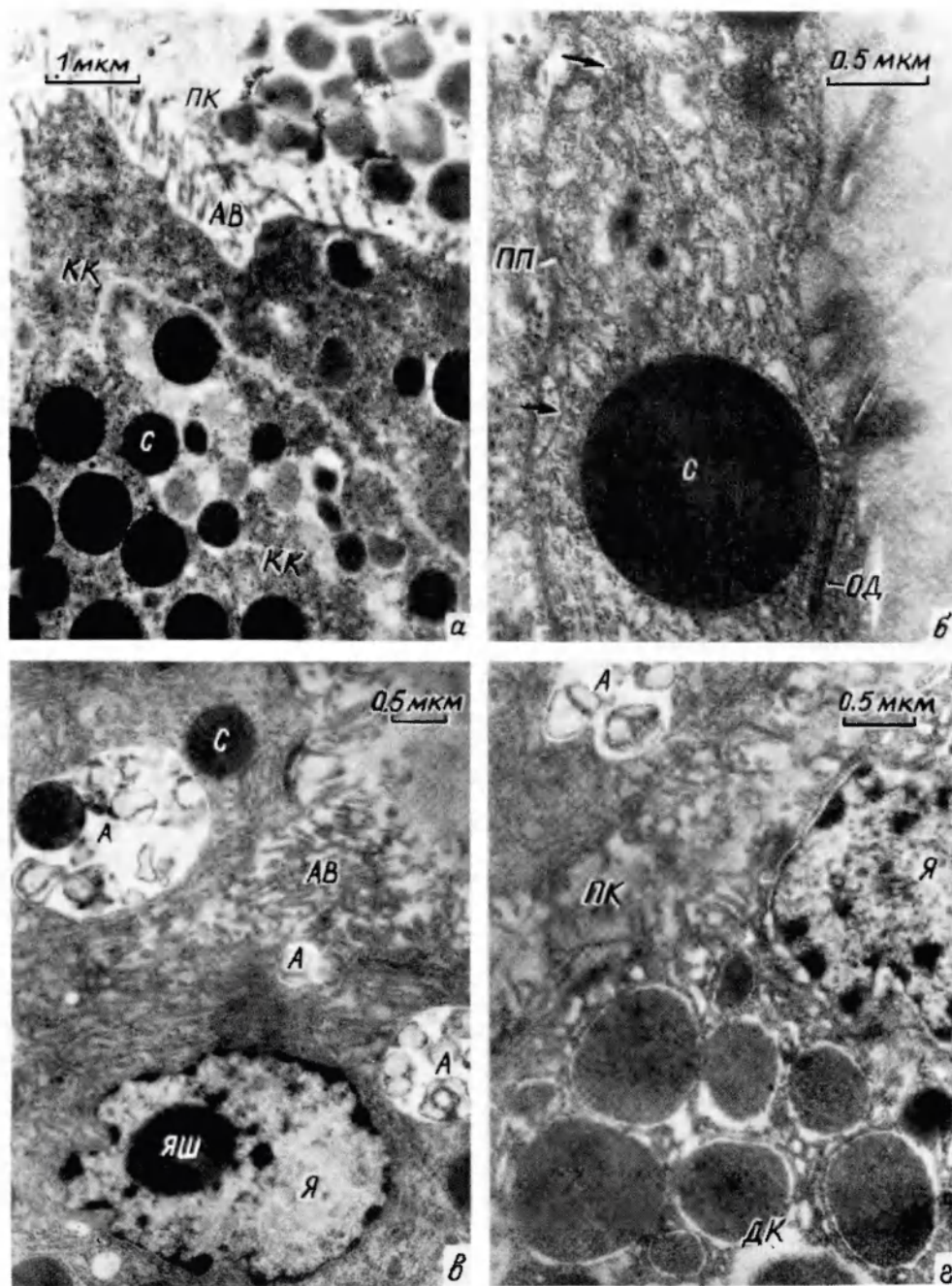


Рис. 3. Строение гастродермиса *A. amphoraeformis*.

а — общий вид кишечного эпителия; б, в — участки кишечных клеток; стрелки — контакты кишечных клеток с паренхимными; г — дегенерирующая клетка; АВ — выросты апикальной поверхности клеток; ДК — дегенерирующая клетка; КК — кишечные клетки; ПК — полость кишки; СД — септированная десмосома; Я — ядро; ЯШ — ядрышко. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. The ultrastructure of the gastrodermis of *A. amphoraeformis*.